ETUDE CINEMATOGRAPHIQUE ET ELECTROMYOGRAPHIQUE DES MOUVEMENTS RESPIRATOIRES CHEZ TROIS CYPRINS, *GOBIO GOBIO* (L.), *BARBUS BARBUS* (L.) et *LEUCISCUS LEUCISCUS* (L.)

par

Pierre VANDEWALLE (1)

Résumé. –

– Les observations électromyographiques et cinématographiques montrent des différences dans les mouvements respiratoires de *Gobio gobio*, *Barbus barbus* et *Leuciscus leuciscus*, notamment au niveau des activités du sternohyoïdien et de l'adducteur de l'arc palatin, et du déploiement de la mâchoire supérieure. Néanmoins, le cycle des mouvements respiratoires reste remarquablement constant.

– La comparaison des mouvements respiratoires de *Gobio gobio*, *Barbus barbus* et *Leuciscus leuciscus* avec ceux d'autres espèces présentées dans la littérature montre deux choses :

– les mouvements respiratoires sont très semblables chez les Téléostéens ;

– les différences observées suggèrent un rapprochement d'un point de vue fonctionnel des espèces de formes voisines même si elles sont éloignées phylogénétiquement.

Summary. –

– From electromyographic and cinematographic data, the respiratory movements of *Gobio gobio*, *Barbus barbus* and *Leuciscus leuciscus* prove different namely in the activities of the sternohyoïdiens and the adductor arcus palatini, and the movement of the upper jaw. Nevertheless, the respiratory cycle is remarkably constant.

– The comparison between the respiratory movements of *Gobio gobio*, *Barbus barbus* and *Leuciscus leuciscus* and those of the other species described in the literature show, that :

– the respiratory movements are very similar in the teleosts ;

– the differences observed suggest that from a functional point of view, the species which have a similar shape are close together even if they are phylogenetically distant.

---

(1) Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden, Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales (Prof. Ch. JEUNIAUX), B-4020 Liège.

Cybium 3e série, 1979, 6 : 3 – 28

INTRODUCTION

La forme générale et la construction de la tête des Poissons ainsi que les différentes structures qui la composent répondent à plusieurs fonctions principales (OSSE, 1969). Dès lors, deux questions s'imposent :

– comment des structures homologues participent-elles à la réalisation des fonctions chez des espèces proches d'un point de vue systématique ?

– des espèces morphologiquement proches réalisent-elles les mêmes fonctions de manière plus semblable que des espèces de formes différentes.

Pour tenter d'apporter quelques éléments de réponse, j'ai étudié les mouvements respiratoires réalisés au niveau de la tête chez trois espèces de Poissons Cyprinidés, *Gobio gobio, Barbus barbus* et *Leuciscus leuciscus*. Le choix de ces espèces est basé sur l'aspect extérieur de leur tête : *Gobio gobio* et *Barbus barbus* ont une tête triangulaire et une bouche ventrale alors que par la forme de sa tête et par sa bouche résolument antérieure, *Leuciscus leuciscus* s'en différencie. J'ai consigné les observations sur des films et des enregistrements électromyographiques.

Le présent travail repose sur une étude anatomique poussée des os, des muscles et des ligaments de la tête des trois espèces (VANDEWALLE, 1975, 1977) et sur une connaissance des possibilités de mouvements au niveau de la tête (VANDEWALLE, 1978).

MATERIEL ET METHODES

Matériel

Matériel vivant

14 exemplaires de *Gobio gobio* de longueur comprise entre 13,2 et 17,1 cm.
7 exemplaires de *Barbus barbus* de longueur comprise entre 14,9 et 22,3 cm.
5 exemplaires de *Leuciscus leuciscus* de longueur comprise entre 14,3 et 9,8 cm.

Matériel électronique

Préamplification P.A.R. modèle 113 ;
Oscilloscope Tektronix type 3 A 74 à quatre canaux chacun ;
Enregistreur Siemens Oscillomink B à 12 pistes et un canal indicateur de temps.
L'appareil déroule un papier à une vitesse de 5 cm/s ou 10 cm/s lors des manipulations.

Matériel cinématographique

Caméra Bolex H 16 réflex munie d'une tête Vario Switar 86 EE qui déroule les films à une vitesse de 64 images par seconde lors des manipulations.
Remarque : les films et les enregistrements électromyographiques sont synchronisés (OSSE, 1969).

Matériel de radiographie

Les radiographies de *G. gobio* ont été réalisées par l'appareil Philips P.W. 1008 à refroidissement par eau.

Les radiographies de *B. barbus* et *L. leuciscus* ont été réalisées par l'appareil Siemens Gigantas.

Les pellicules sont de la marque Kodak medical definix.

Manipulation des Poissons vivants

a) Anesthésier le poisson avec du M.S. 222 (100 mg/litre) : l'anesthésie dure 30 à 45 minutes.

b) Implanter les électrodes (6 paires en général) par la méthode mise au point par OSSE et al. (1972).

c) Accrocher le câble formé par l'ensemble des électrodes à la nageoire dorsale.

d) Coller lorsque cela est nécessaire des repères à la surface de certaines pièces mobiles de la tête.

e) Radiographier latéralement et dorsalement le poisson endormi afin de vérifier la position des électrodes.

f) Placer le poisson encore anesthésié dans l'aquarium expérimental et relier les électrodes aux appareils d'enregistrement ; les poissons peuvent se déplacer dans l'aquarium ; seules les électrodes pourraient éventuellement entraver leur «liberté».

g) Lorsque le poisson a repris un rythme de vie normal, enregistrer simultanément les signaux représentant les différences de potentiel entre les extrémités des électrodes apariées, qui sont provoquées par la contraction de chaque muscle, et filmer les mouvements effectués à ce moment.

Méthode d'analyse des résultats

Examens des films

Des mesures des déplacements de certaines parties de la tête permettent de construire des graphes (figure 1). Ceux-ci ne représentent pas les déplacements réels des éléments de la tête mais en sont le reflet. En effet, la mesure de l'amplitude d'un déplacement peut varier suivant la position du poisson par rapport à la caméra. Je ne tiendrai donc pas compte de cette amplitude. Par contre, les moments où les déplacements sont maximaux et minimaux sont indépendants de l'angle sous lequel les poissons sont filmés. Ces moments sont comparables.

Examen des enregistrements électromyographiques

A chaque scène filmée, correspond un enregistrement électromyographique facilement repérable grâce à la synchronisation.

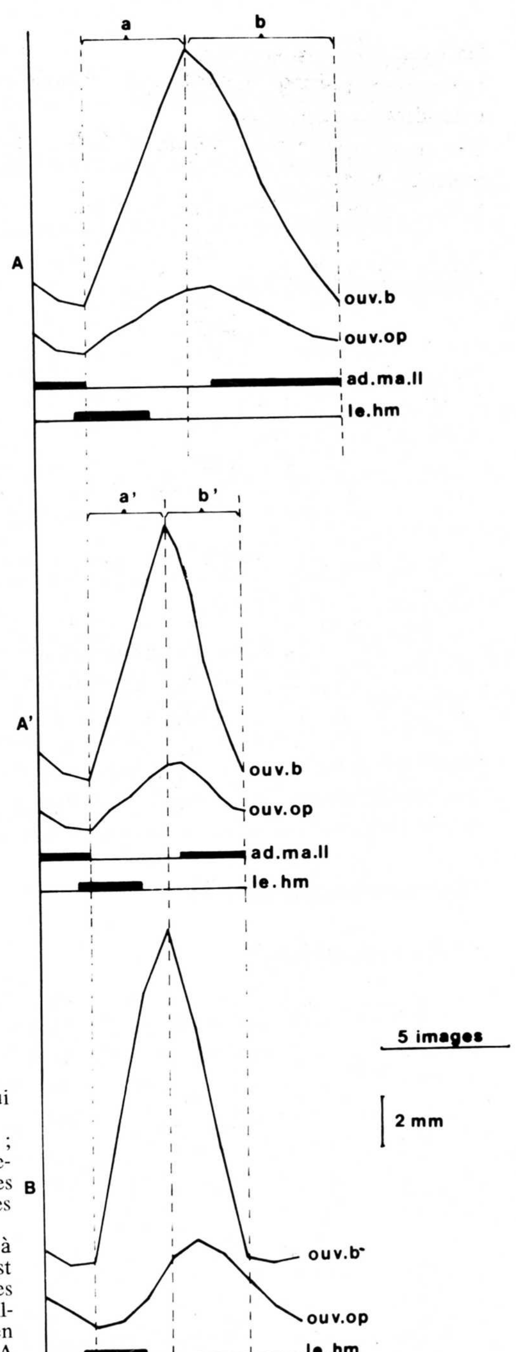


Fig. 1. – *Barbus barbus*. Diagramme qui montre :
– deux exemples de toux (en A et en B) ; les lignes brisées représentent les déplacements de certaines parties de la tête et les rectangles noirs sont la schématisation des activités musculaires.
– l'ajustement de la toux A par rapport à la toux B. La partie "a" de la toux A est réduite de 1/4 et la partie "b" de 1/2. Ces réductions transforment le graphe qui illustre la toux A en A' et les parties a et b en a' et b'. Les courbes A', issues de la toux A sont superposables à celles de la toux B.

La longueur mesurable des signaux est plus courte ou égale au temps réel de contraction d'un muscle car le début et la fin des signaux peuvent être masqués par le bruit de fond (figure 2). L'absence de signal peut aussi être due au fait qu'il est inférieur à ce bruit de fond. Les mesures des signaux sont prises par défaut : elles représentent la distance entre les premiers et les derniers pics nettement plus hautsque le bruit de fond (figure 2). Les moyens d'investigation ne permettent pas de comprendre les détails d'un signal, tout au plus peut-on dire que l'amplitude des signaux est plus grande ou plus petite, lorsqu'ils appartiennent au même enregistrement électromyographique.

La représentation schématique des signaux de chaque muscle est faite sous forme de rectangles sans tenir compte de l'amplitude (figure 2). Ces rectangles représentent la partie commune à toutes les observations ; en effet, les signaux d'un même muscle dans les différentes expériences ne peuvent être tout à fait semblables car l'implantation des électrodes est toujours un peu différente d'une manipulation à l'autre. L'intérêt de ces symboles est de ne représenter que les moments où les activités ont toujours été observées. La réduction des activités à leur partie commune n'affecte pas leur ordre d'apparition. En effet, l'ordre de contraction des différents muscles varie peu. Quand au cours d'une manipulation on observe une variation de la durée d'activité d'un muscle, les signaux des autres muscles varient d'une manière similaire, approximativement proportionnelle.

Ajustement, les unes par rapport aux autres, des observations combinées cinématographiques et électromyographiques.

Dans un certain nombre de cas, je n'ai pu prendre toutes les mesures sur une même scène filmée ; de plus, à chaque scène correspondent au maximum les activités de six muscles. Il existe aussi souvent des différences de vitesse dans le déroulement des fonctions étudiées qui résultent très probablement de conditions variables internes et externes au poisson. Il a fallu utiliser des éléments appartenant à des scènes filmées et à des enregistrements différents. J'ai donc construit des diagrammes combinés. Ils reprennent à la fois les mesures faites sur des images de films et des graphiques d'électromyogrammes, qui correspondent éventuellement à plusieurs scènes. Il en résulte une difficulté réelle qui ne peut être résolue que de manière empirique. D'autres chercheurs l'ont obligatoirement rencontrée (BALLINTIJN et HUGHES, 1965 ; HUGHES et BALLINTIJN, 1968 ; OSSE, 1969 ; BALLINTIJN, 1969). Ils l'ont très probablement résolue mais la méthode employée ne fut pas décrite. Celle que je présente est donc personnelle.

J'ai toujours mesuré, sur les images de deux scènes à assembler ou à comparer, un ou plusieurs déplacements de mêmes pièces dans le même sens. Ce sont les représentations graphiques de ces déplacements qui sont d'abord ajustées. Les graphiques qui représentent les autres déplacements des scènes à comparer, ainsi que les repré-

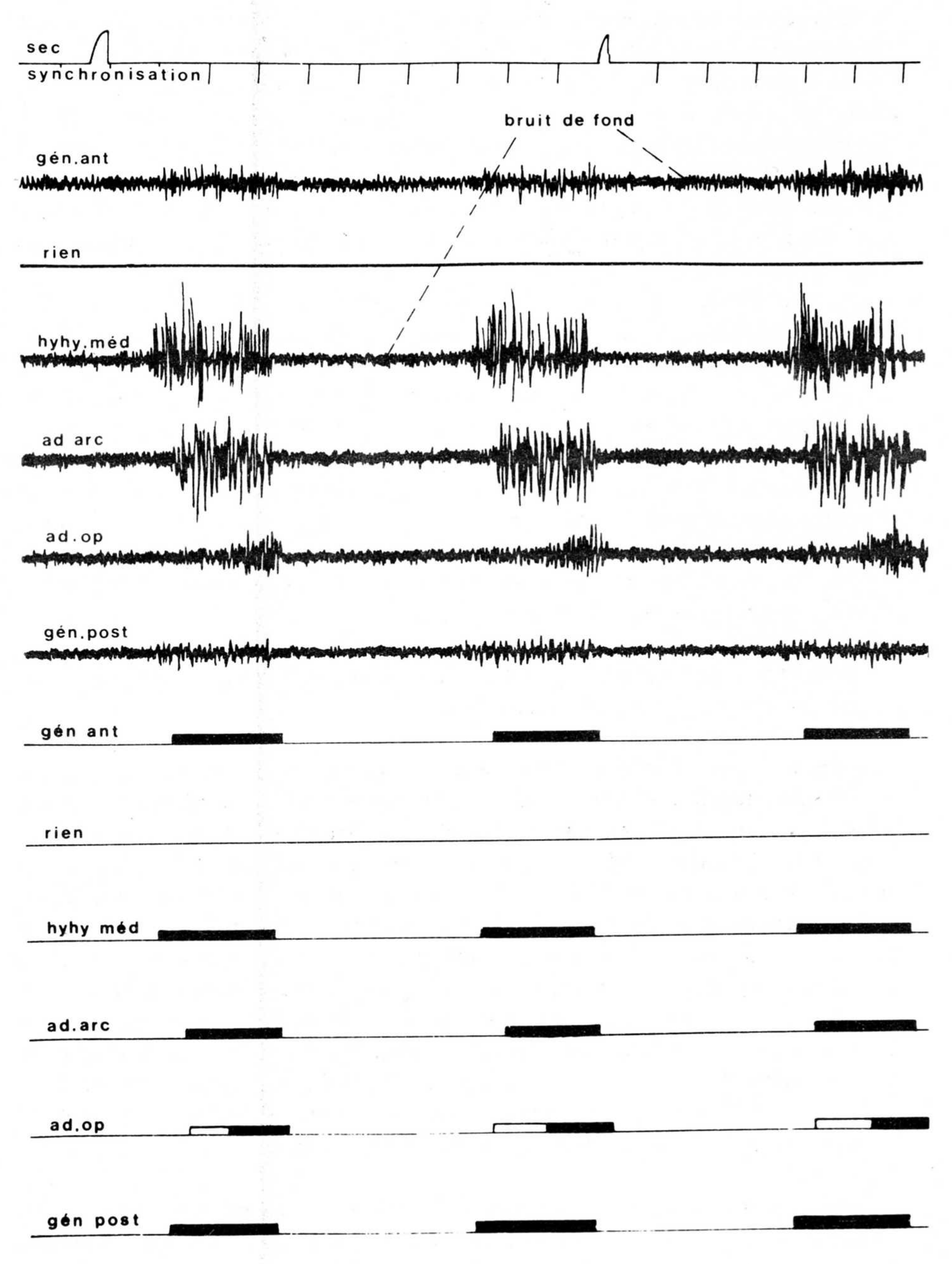


Fig. 2. – *Barbus barbus.* Diagramme qui montre en haut un enregistrement électromyographique et en bas la représentation schématique des activités musculaires.

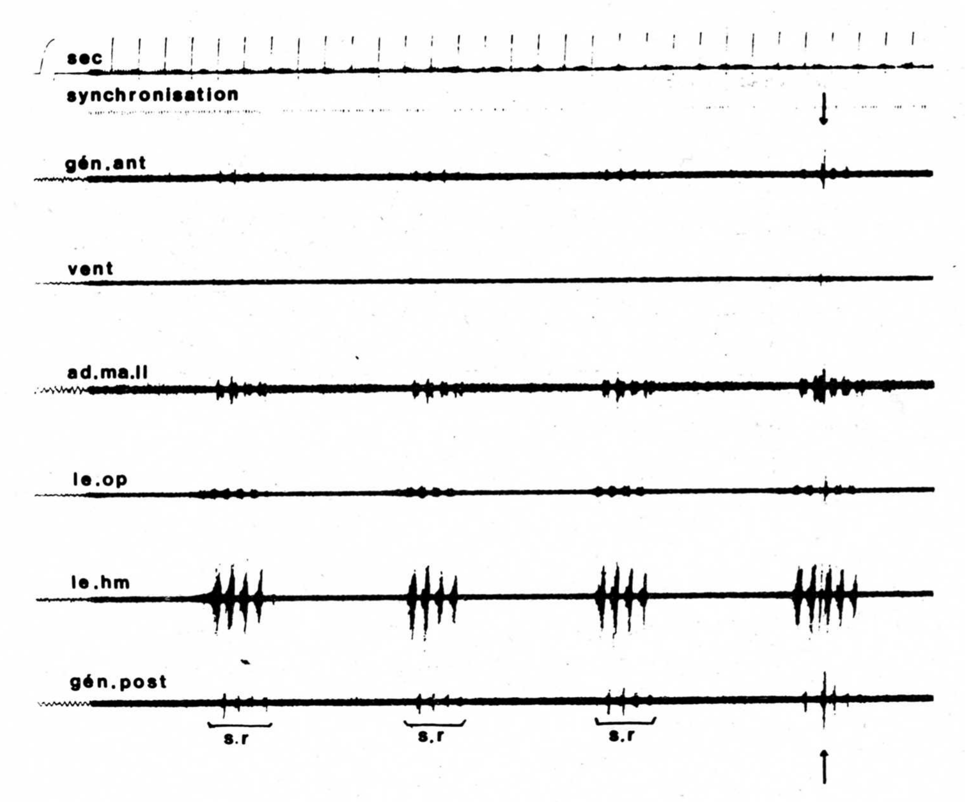


Fig. 3. – *Gobio gobio*. – Enregistrement électromyographique qui illustre la succession des périodes d'activité respiratoire et l'inactivité de six muscles. Les flèches indiquent la position d'une toux qui interrompt de temps en temps les cycles respiratoires.

sentations schématiques de l'activité des muscles qui y correspondent, sont ajustés de la même manière.

Il y a trois manières d'ajuster deux scènes.

– Si les maxima et les minima des courbes représentant les déplacements des mêmes pièces des scènes à comparer se produisent au même moment, il suffit d'aligner les résultats ;
– Si ces courbes diffèrent l'une de l'autre dans des proportions constantes, il suffit de réduire ou d'allonger les courbes et les signaux des muscles d'une scène en les affectant d'un facteur de correction adéquat.
– Enfin, on peut amener en coïncidence les courbes qui représentent les déplacements de mêmes pièces de deux scènes en rétrécissant ou en allongeant certaines de leurs parties. Les autres courbes et la durée des signaux des muscles sont dimi-

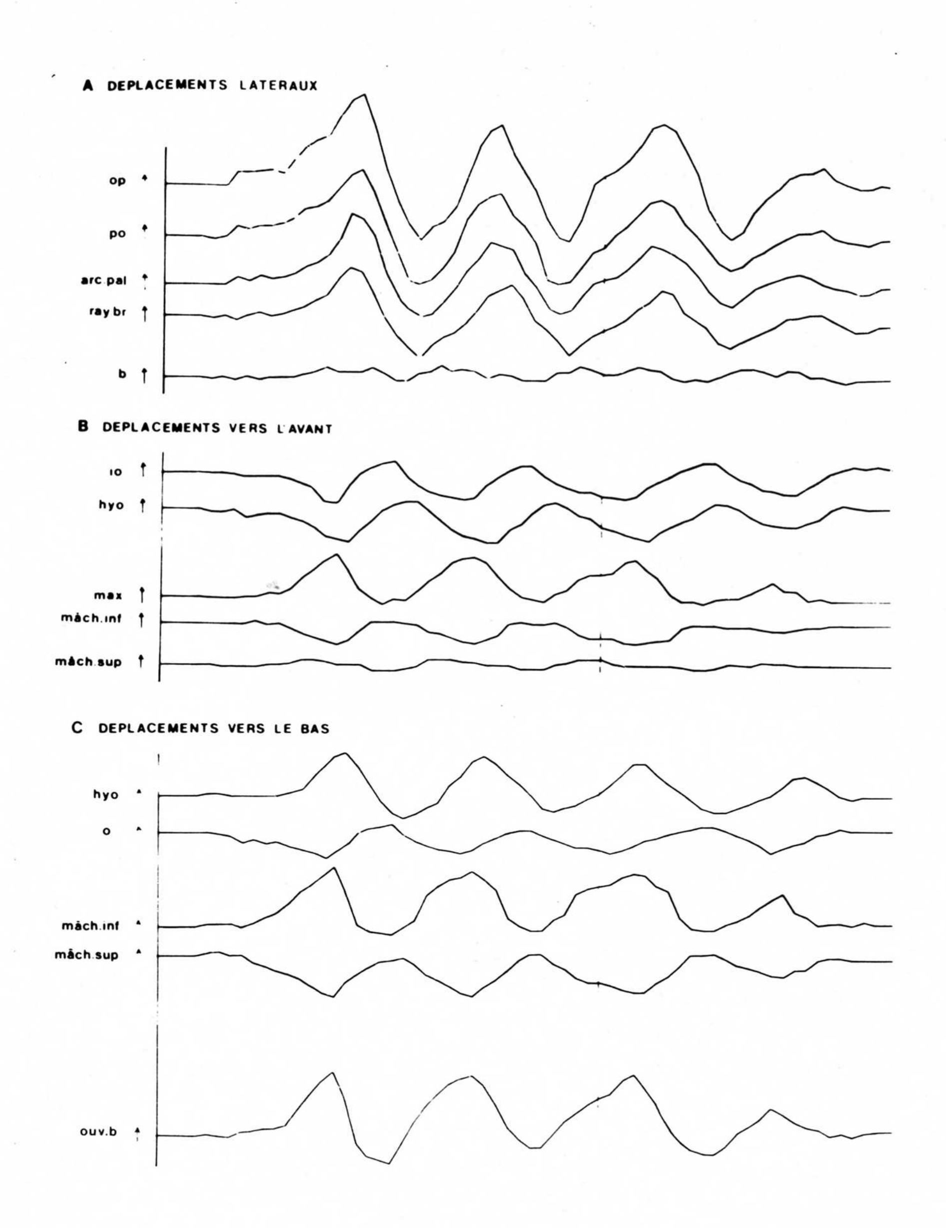


Fig. 4. – *Gobio gobio*. – Diagramme qui illustre les déplacements des différentes parties de la tête, appartenant à une même scène filmée, lors d'une séquence respiratoire reconstituée.

nuées ou étalées de la même manière. Un exemple est présenté à la figure 1. Sur cette figure, je considère l'ouverture de la bouche comme élément de comparaison entre les scènes A et B. J'ajuste, comme cela est présenté dans la légende de la figure, la scène A par rapport à la scène B en la transformant en A'. Si les courbes qui représentent l'ouverture de la bouche ont des maxima et des minima qui se produisent au même moment pour la scène B et pour la scène ajustée A', la comparaison des déplacements de l'opercule pour les mêmes scènes montre un décalage de 1/2 image de film ; lors d'autres assemblages, j'ai observé au maximum un décalage d'une image.

Cette méthode graphique apparaît empirique. Cet empirisme, j'insiste, ne concerne que l'établissement des diagrammes et n'entache pas les interprétations et les conclusions que je formulerai ultérieurement. De toute manière, les ajustements ne concernent que la durée des phénomènes observés et n'affectent jamais l'ordre de manifestation des déplacements et d'apparition des activités musculaires.

Remarques de vocabulaire

– Dans les pages qui suivent, j'ai utilisé souvent les mots « complexe A_2 A_3 » à la place de l'expression « ensemble formé par les deuxième et troisième adducteurs de la mandibule ».

– Lorsque je décris les déplacements des barres hyoïdiennes, il s'agit de ceux d'un point situé sur la peau au niveau de la région antérieure du géniohyoïdien postérieur dont les déplacements peuvent être considérés comme l'image de ceux des barres hyoïdiennes.

– Lorsque je décris les déplacements de la mâchoire supérieure, il s'agit de ceux d'un point situé à l'avant du prémaxillaire, à un moment où je ne peux dissocier les déplacements de cet os de ceux du maxillaire ; par contre, lorsque les deux os sont bien distincts, le terme «pré-maxillaire» est préféré à celui de "mâchoire supérieure".

OBSERVATIONS

Nombre d'observations

Gobio gobio :

J'ai étudié sur film vingt-deux scènes de respiration réalisées par quatorze spécimens calmes, à l'arrêt et libres de leurs mouvements dans l'aquarium. Les mouvements principaux (figure 5) ont pu être observés simultanément huit fois, les déplacement de la bouche et de l'opercule seuls dix fois et les déplacements de la bouche et des barres hyoïdiennes quatre fois. Les autres déplacements ont été observés au moins cinq fois, sauf les déplacements latéraux des pièces buccales qui n'ont pu l'être que deux fois.

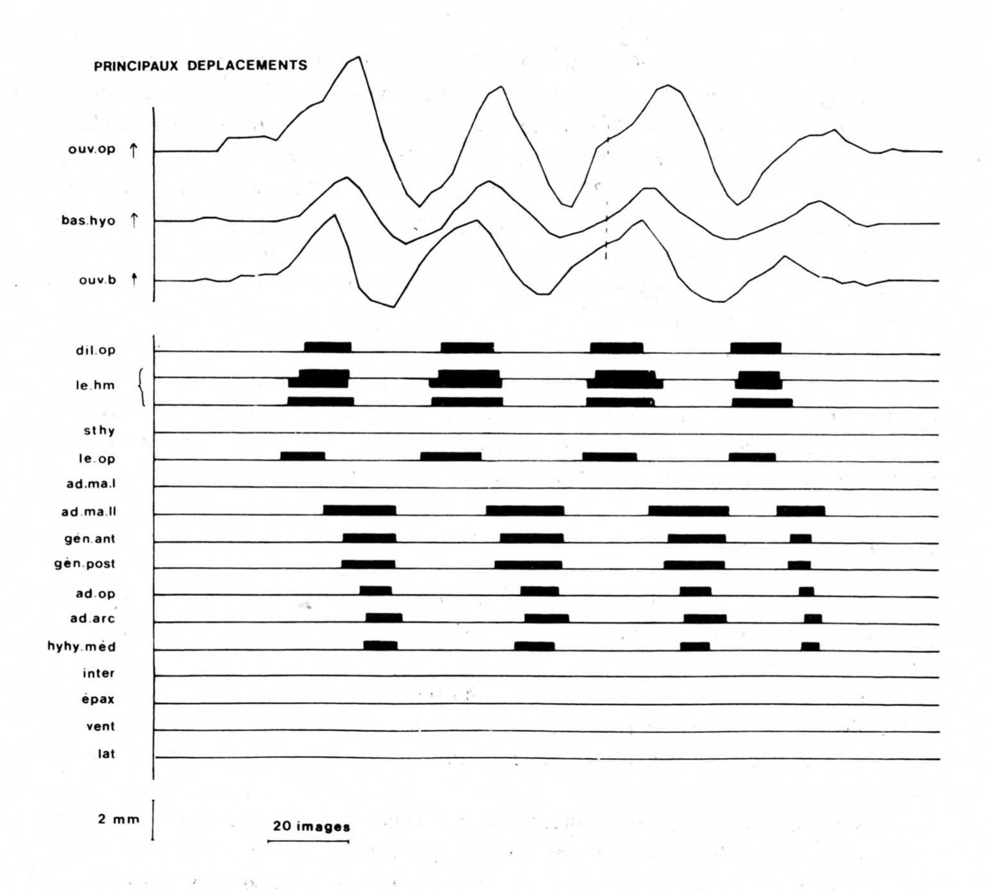


Fig. 5. – *Gobio gobio*. Diagramme qui illustre les activités de quinze muscles et les déplacements de la bouche, des barres hyoïdiennes et de l'opercule pendant une séquence respiratoire. La notion de temps est indiquée par le nombre d'images de films (64 images/s).

Les activités des muscles ont été examinées de nombreuses fois sur les enregisments électromyographiques. Les activités de chaque muscle ont pu être observées sur au moins cinq manipulations différentes, sauf pour la musculature hypaxiale, épaxiale et latérale pour lesquelles nous ne disposons que de trois séries différentes d'enregistrements.

Les mouvements de quatre des respirations étudiées sont directement superposables, quinze ont été réduits dans leur totalité et trois ont été réduits partiellement. Pour ces trois dernières scènes, en changeant de courbe de référence, nous observons un décalage maximum d'une image de film entre les différents types de réduction.

Barbus barbus :

J'ai étudié la respiration de sept spécimens sur quatorze scènes de film, dans les mêmes conditions que celles de *G. gobio.* Les mouvements principaux ont pu être observés ensemble sept fois, les déplacements de la bouche et de l'opercule seuls trois fois, de la bouche et des barres hyoïdiennes trois fois et enfin les mouvements de l'opercule et des barres hyoïdiennes une fois. L'activité de chaque muscle a été examinée de nombreuses fois sur au moins cinq séries d'observations différentes, sauf pour la musculature hypaxiale, épaxiale et latérale, et pour l'intermandibulaire qui ne l'ont été que deux fois. La taille très petite de l'intermandibulaire chez *B. barbus* rend très difficile la vérification radiographique de l'implantation des électrodes qui peut être incorrecte pour ce muscle ; il y a donc un risque que nous lui attribuions une activité qui serait celle du géniohyoïdien antérieur.

Les mouvements principaux de cinq scènes sont superposables, ceux de cinq autres ont été réduits totalement, ceux des quatre dernières l'ont été partiellement. Comme pour *G. gobio*, nous observons, dans ces derniers cas, un décalage maximum d'une image de film lorsque nous changeons de courbe de référence.

Leuciscus leuciscus :

Nous avons étudié treize scènes filmées de la respiration de cinq spécimens apparemment dans le même état que ceux de *G. gobio* et de *B. barbus.* Les mouvements principaux ont été observés ensemble neuf fois, l'ouverture de la bouche et les déplacements de l'opercule seuls deux fois, et les déplacements de la bouche et des barres hyoïdiennes deux fois également. L'activité de chaque muscle a été observée de la même manière et le même nombre de fois que pour *B. barbus.*

Les mouvements principaux de trois scènes sont directement superposables, ceux de six autres ont été réduits totalement, ceux des dernières l'ont été partiellement. Nous observons dans ces derniers cas un décalage maximum de 8 à 9 dixièmes d'image de film.

Observations générales

- La respiration de *G. gobio* n'est pas permanente : après trois, quatre ou cinq mouvements respiratoires, il y a une longue période d'inactivité, avant que la respiration ne reprenne (figure 3). Il n'y a que de rares interruptions des mouvements respiratoires chez les deux autres espèces.
- Il y a une phase d'agrandissement suivie d'une phase de rétrécissement des cavités buccale et operculaire. A chaque phase correspondent des activités musculaires (figures 4, 5, 7, 8, 9, 10).

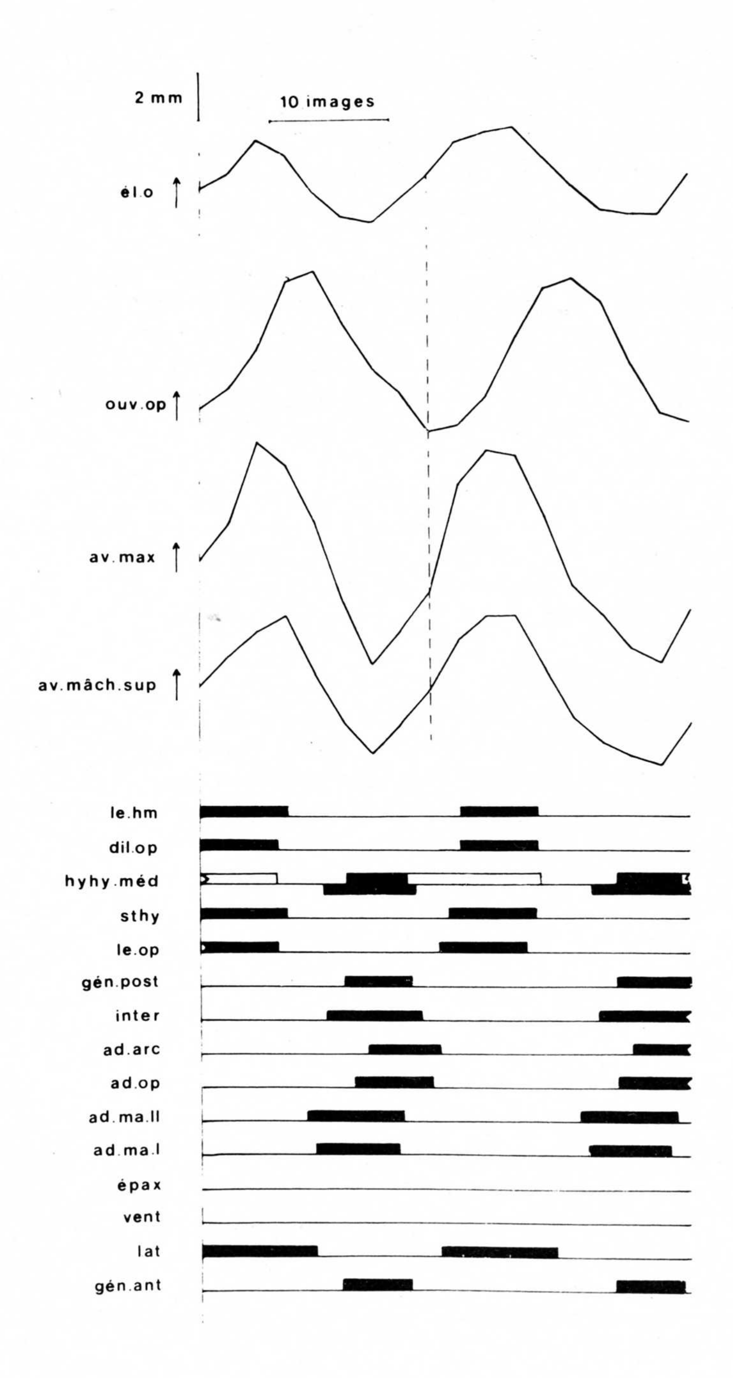


Fig. 6. – *Gobio gobio*. Diagramme qui illustre les activités de quinze muscles et quelques déplacements de parties de la tête pendant la respiration en milieu à taux élevé de CO_2. Les rectangles blancs indiquent une activité occasionnelle du muscle hyohyoïdien médian.

- L'ouverture et la fermeture de la bouche se manifestent toujours respectivement avant l'abduction et l'adduction des opercules chez les trois espèces (figures 5, 8, 10). Ces mouvements de la bouche représentent la variation de distance entre deux points mobiles situés chacun sur une des deux mâchoires. Mais la bouche n'est réellement ouverte que deux à trois images de film après le début de l'écartement de ces deux points ; de même, elle est fermée une à deux images avant la fin de leur rapprochement.
- Chez *B. barbus* et *G. gobio*, les maxima et les minima de la courbe qui représente les déplacements des barres hyoïdiennes précèdent toujours, sauf une fois chez *G. gobio*, ceux de la courbe représentant les variations de la position de l'opercule (figures 4, 5, 7, 8). Chez *L. leuciscus*, l'abaissement des barres hyoïdiennes précède sept fois sur onze l'abduction de l'opercule et lui est simultané quatre fois (figure 9, 10).
- chez *G. gobio*, l'ouverture et la fermeture de la bouche précèdent dix fois sur douze l'abaissement et l'élévation des barres hyoïdiennes (figures 4, 5). Dans les deux autres cas, ces déplacements se produisent en même temps. Chez les deux autres espèces, l'ouverture et la fermeture de la bouche précèdent l'abaissement et l'élévation des barres hyoïdiennes (figures 7, 8, 9 10).
- Les trois muscles qui participent à l'inspiration sont les mêmes chez les trois espèces ; leurs activités débutent sans ordre très précis (figures 5, 8, 10).
- Des muscles exhalants, c'est toujours le complexe A_2A_3 qui est actif, le premier chez les trois espèces. L'ordre d'apparition des activités des autres muscles est la même chez *G. gobio* et *B. barbus*, sauf en ce qui concerne l'hyohyoïdien médian (figures 5, 8) ; *Leuciscus leuciscus* diffère à ce point de vue des deux autres espèces (figure 10). Les activités du sternohyoïdien seront traitées à part.

Mouvement des pièces buccales

- Chez *B. barbus* et *G. gobio*, l'ouverture de la bouche s'effectue par un abaissement et un recul de la région antérieure de la mâchoire inférieure, accompagnés d'une élévation de la mâchoire supérieure et d'un déplacement vers l'avant de la partie postérieure du maxillaire (figures 4, 7). Ces mouvements ne sont possibles que si l'on admet que l'élévateur de l'opercule, associé éventuellement aux deux autres muscles actifs presque en même temps que lui, est responsable de l'abaissement de la mandibule (qui entraîne avec elle la mâchoire supérieure (VANDEWALLE, 1978) en tirant vers le haut l'operculaire et vers l'arrière l'interoperculaire (WILLEM, 1945). Cela est confirmé par les courbes qui représentent les mouvements des os de l'opercule.

  Chez *L. leuciscus*, le principe de l'ouverture de la bouche est le même que chez les deux autres espèces : les différences observées sont dues à l'orientation particulière de la bouche (figure 9).

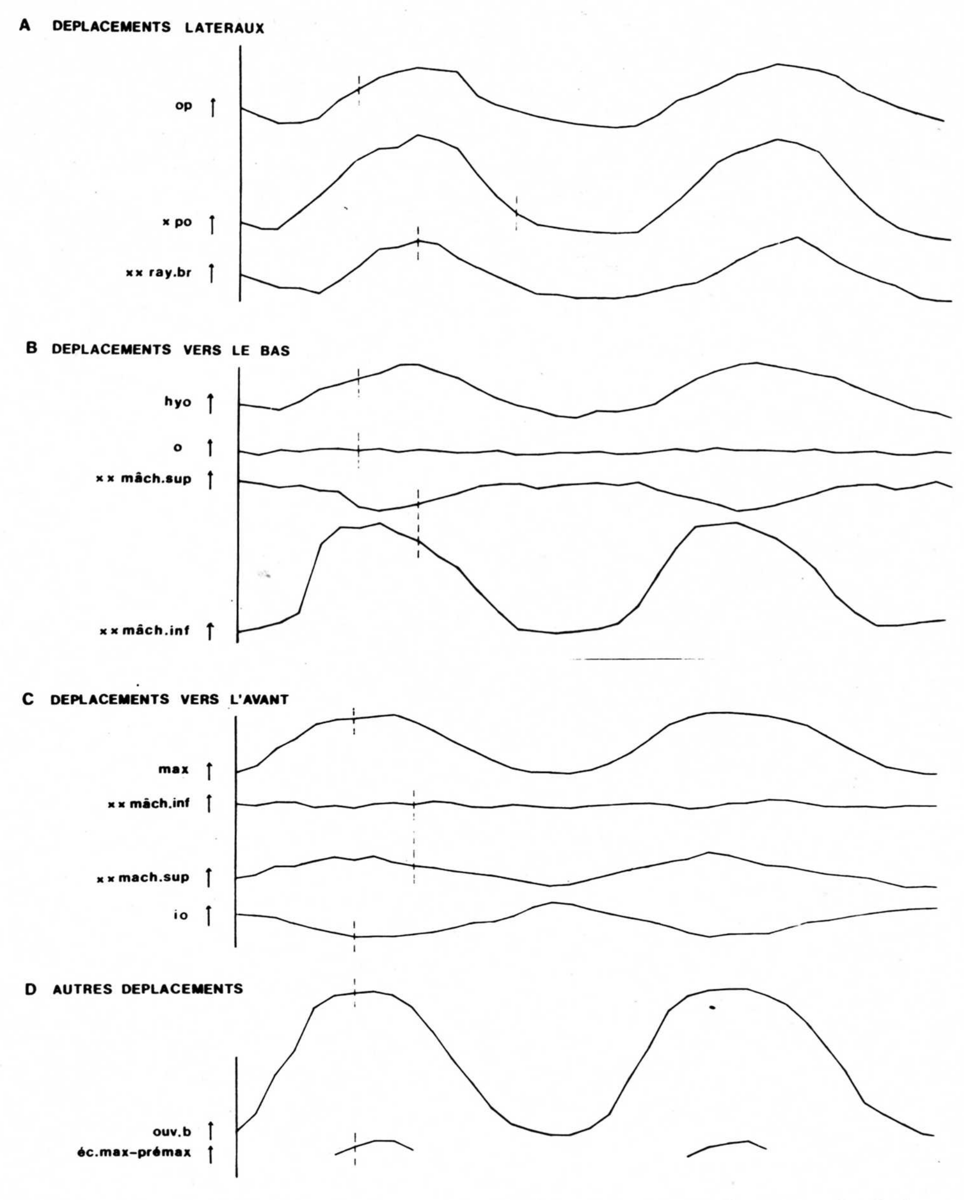


Fig. 7. – *Barbus barbus*. Diagramme qui illustre les déplacements des différentes parties de la tête, lors de trois scènes filmées, pendant la respiration. Les courbes sont marquées d'une ou de deux croix selon leur appartenance à l'une ou l'autre des deux scènes ajustées par rapport à la troisième.

- La fermeture de la bouche est réalisée par des déplacements en sens inverses des pièces buccales à la suite très certainement de la contraction du complexe A_2A_3.
- Il est possible, par moments, de mesurer un écart entre le maxillaire et le prémaxillaire, chez *B. barbus* et *L. leuciscus* (figures 8, 10). Cela signifie que le prémaxillaire a culbuté quelque peu en avant. C'est un petit déploiement de la mâchoire supérieure qui est peut-être dû à une activité non mesurable du premier adducteur de la mandibule (VANDEWALLE, 1978).
- Les déplacements latéraux des branches de la mandibule de *G. gobio* et les mouvements vers l'avant de la mâchoire supérieure de *L. leuciscus* et *G. gobio* ne sont pas interprétables (figures 4, 9). En effet, non seulement les écarts entre les points des courbes sont très petits, mais les observations effectuées sur différentes séries sont souvent contradictoires. Cela ne signifie pas pour autant que ces mouvements n'existent pas.

Mouvements de l'arc palatin

- Chez *G. gobio*, j'ai mesuré les déplacements de deux points situés au niveau du suspensorium, l'un choisi sur la joue au milieu des adducteurs de la mandibule, l'autre sur le bord ventro-postérieur du préoperculaire (figure 4). Les déplacements du premier point sont cinq fois sur sept en avance sur ceux du second, mais ils sont le résultat non seulement des déplacements du suspensorium, mais aussi de la variation de forme des adducteurs de la mandibule. Les déplacements du préoperculaire, presque tout à fait solidaire de l'hyomandibulaire (VANDEWALLE, 1978) reflètent mieux ceux du suspensorium (palatin excepté). Seuls les déplacements du préoperculaire ont été mesurés chez *L. leuciscus* et *B. barbus.*
- La courbe des déplacements du préoperculaire et celle de l'opercule passent simultanément par des maxima et des minima, dans tous les cas, chez *L. leuciscus* (figure 9) et onze fois sur douze chez *G. gobio* (figure 4). Six fois sur sept chez *B. barbus*, les préoperculaires sont en bout de course avant les opercules.
- L'abduction du suspensorium est réalisée très probablement, chez les trois espèces par l'élévateur de l'hyomandibulaire (figures 2, 5, 7) auquel est associé le dilatateur de l'opercule chez *L. leuciscus* et *G. gobio.* Les déplacements de l'opercule peuvent avoir une influence sur ceux du suspensorium (VANDEWALLE, 1978) ; chez *L. leuciscus* et *G. gobio*, ces mouvements sont quasi simultanés (figures 4, 9).
- L'adduction du suspensorium est due principalement à la contraction de l'adducteur de l'arc palatin.

Mouvements des barres hyoïdiennes

- Il est difficile de comprendre les déplacements vers le bas des barres hyoïdiennes de *G. gobio* (figure 5). En effet, si les géniohyoïdiens associés aux autres muscles

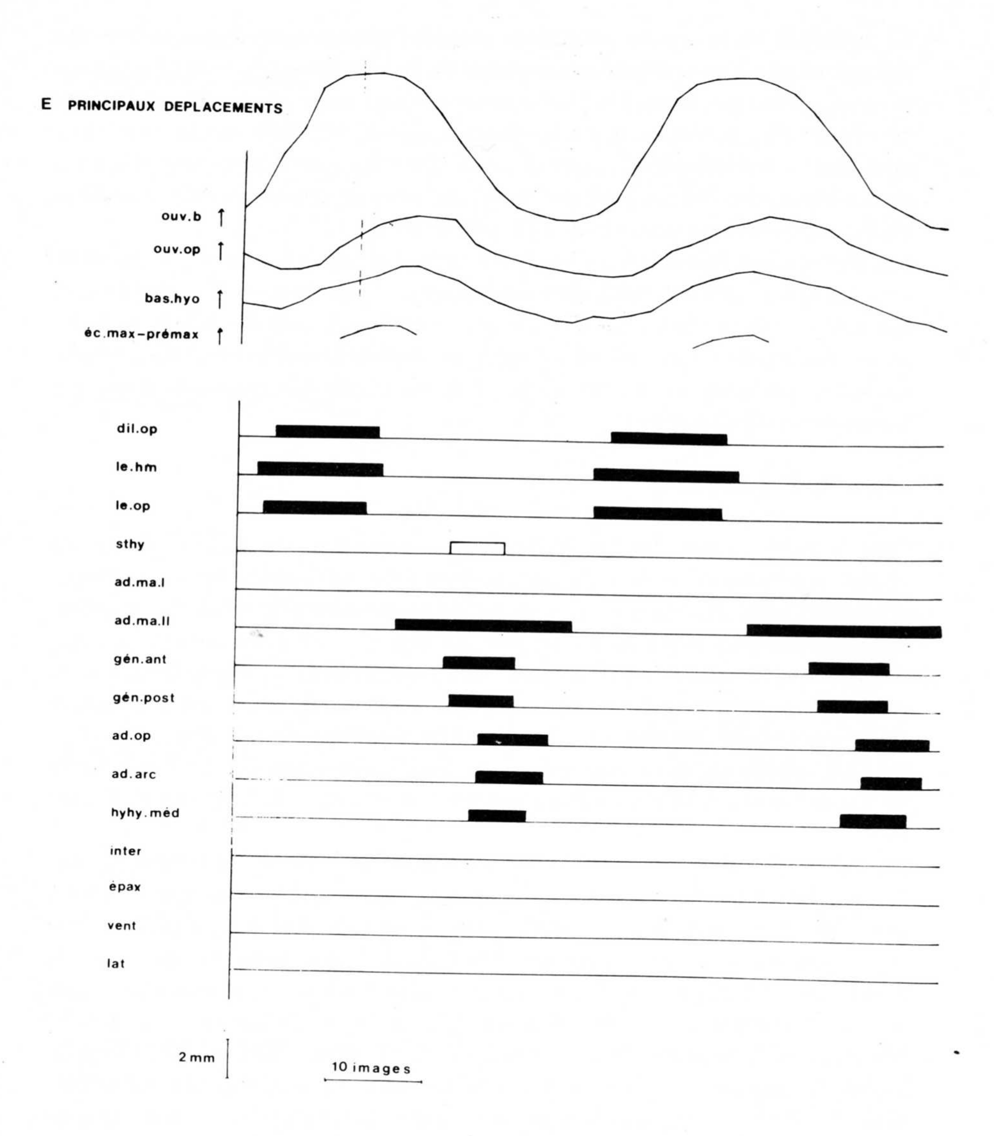


Fig. 8. – *Barbus barbus*. Diagramme qui illustre les activités de quinze muscles et les déplacements de la bouche, des barres hyoïdiennes et de l'opercule, pendant la respiration. La notion de temps est indiquée par le nombre d'images de film (64 images/ s). Le rectangle blanc indique une activité occasionnelle du sternohyoïdien.

exhalants permettent leur élévation et leur déplacement vers l'avant, par contre, il n'est possible de comprendre leur dépression et leur recul que par une contraction du sternohyoïdien dont le signal serait couvert par le bruit de fond.
Chez *B. barbus* et *Leuciscus leuciscus* (figures 7, 9), les déplacements postérieurs et latéraux de l'interoperculaire peuvent entraîner ceux des barres hyoïdiennes, par l'intermédiaire du ligament li.53 (VANDEWALLE, 1978). Une activité du sternohyoïdien (inférieure au bruit de fond), pendant l'inspiration, n'est donc plus indispensable aux déplacements des barres hyoïdiennes.

- Les mesures qui montrent une avance des mouvements des barres hyoïdiennes sur ceux du suspensorium et de l'opercule (figures 4, 5) pourraient être le résultat de la variation de forme des géniohyoïdiens, due à l'ouverture de la bouche. Mais le fait que la courbe passe par un maximum après le début de la fermeture de la bouche indique qu'il y a bien un abaissement des barres hyoïdiennes indépendant de la variation de forme des géniohyoïdiens dont le volume diminue à ce moment. Le fait également que les géniohyoïdiens se contractent montre qu'il faut relever les barres. Enfin, les barres remontent encore, alors que la bouche commence à s'ouvrir et que les géniohyoïdiens augmentent donc de volume : ceci est une dernière preuve du mouvement des barres hyoïdiennes.

Mouvements de l'opercule

- Ils sont le résultat des déplacements du suspensorium et de l'opercule.
- Chez *G. gobio*, un point situé sur le bord postérieur de l'operculaire, à la hauteur de l'articulation de l'opercule avec l'hyomandibulaire, parcourt un circuit précis : il s'élève et s'écarte, s'écarte et s'abaisse, s'abaisse et se rapproche, et enfin, se rapproche et s'élève (figures 4, 5).

  Les muscles responsables de ces déplacements pourraient être principalement et dans l'ordre, l'élévateur et le dilatateur de l'opercule, le dilatateur de l'opercule et l'hyomandibulaire médian, l'hyohyoïdien médian et l'adducteur de l'opercule, et enfin, l'adducteur de l'élévateur de l'opercule. Une telle séquence n'a jamais été observée ; mais comme le début et la fin de la période d'activité d'un muscle peuvent être masqués par le bruit de fond et que l'activité la plus intense d'un muscle ne se situe pas spécialement en même temps que celle des autres muscles, cette hypothèse ne peut être écartée.
- Chez les deux autres espèces, les résultats sont plus fragmentaires et les mouvements de l'opercule semblables à ceux de *G. gobio* n'ont pu être observés. Néanmoins, le fait que l'activité de l'hyohyoïdien médian (figures 8 et 9) précède toujours celle de l'adducteur de l'opercule, renforce l'hypothèse formulée à propos de *G. gobio* quant à la séquence des activités musculaires qui participent aux déplacements de l'opercule.

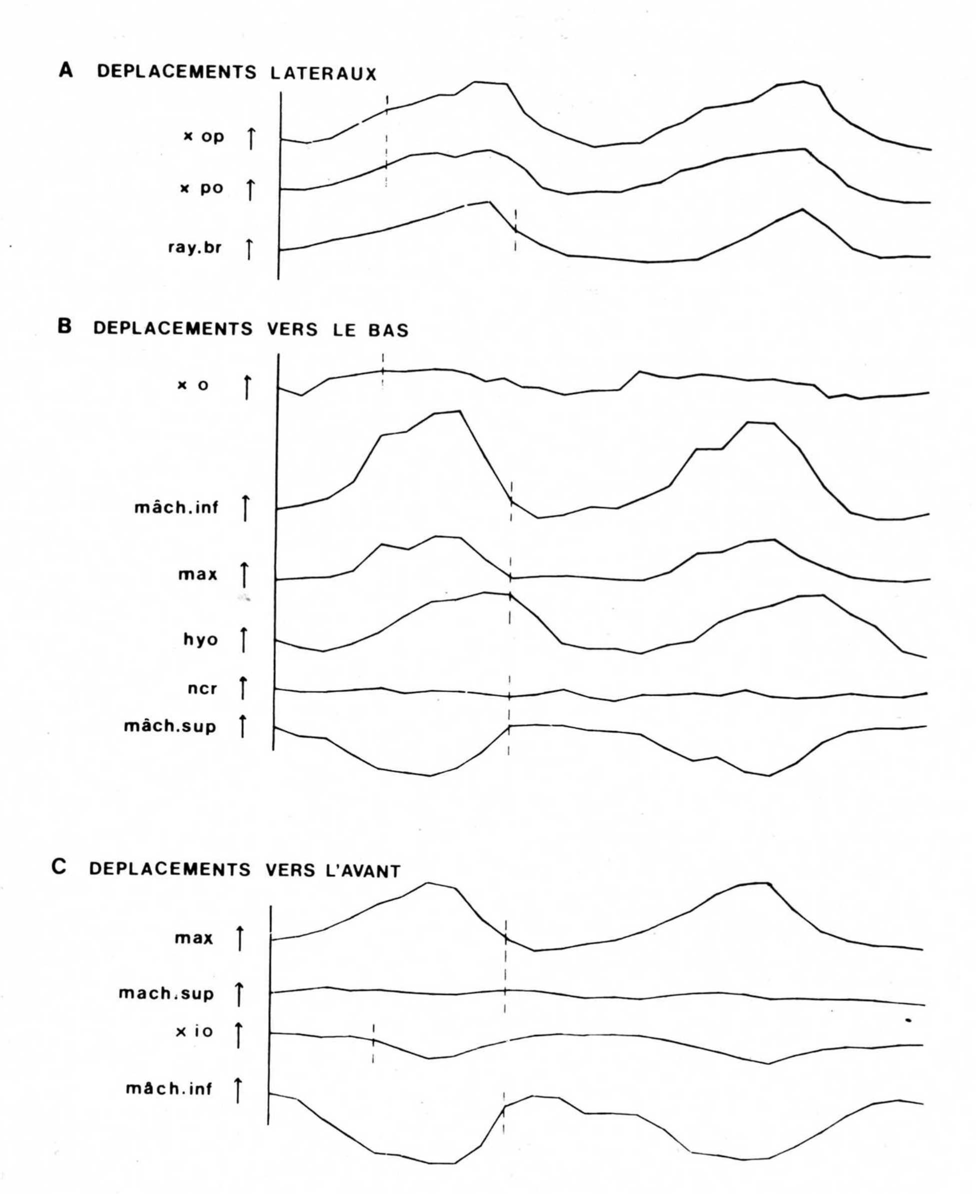


Fig. 9. – *Leuciscus leuciscus.* Diagramme qui illustre les déplacements des différentes parties de la tête lors de deux scènes filmées, pendant la respirations. Les courbes marquées d'une croix résultent de l'ajustement d'une scène par rapport à l'autre.

Mouvements des rayons branchiostèges

L'abduction et l'adduction des rayons branchiostèges sont, chez les trois espèces, respectivement simultanées à l'écartement et au rapprochement de l'opercule de l'axe du corps (figures 4, 7, 9); la partie ventrale de la cavité operculaire en est donc augmentée ou diminuée. Il est possible que les rayons branchiostèges soient déplacés passivement par l'opercule ou par des activités de l'hyohyoïdien médian et des hyohyoïdiens latéraux dont les activités ne seraient pas mesurables.

Activité du sternohyoïdien

Chez *G. gobio*, le sternohyoïdien ne montre pas d'activité mesurable pendant la respiration (figure 5). Ce muscle est actif occasionnellement chez *B. barbus* (fifure 8) et fréquemment chez *L. leuciscus* (figure 10) pendant la phase exhalante. Le sternohyoïdien contribue à réduire le volume de la cavité operculaire en tirant la ceinture scapulaire vers l'avant. Cette dernière reprendrait sa position initiale, soit grâce à l'élasticité présumée des éléments auxquels elle est accrochée, soit grâce à une activité de la musculature hypaxiale et/ou latérale qui serait masquée par le bruit de fond. Une activité du sternohyoïdien pendant l'expiration n'est pas incompatible avec une activité du même muscle, pendant l'inspiration (activité inférieure au bruit de fond).

Particularités des mouvements respiratoires de *G. gobio* dans un milieu à taux élevé en CO_2 (figure 6).

– Les mouvements respiratoires sont permanents, plus amples et plus rapides qu'en milieu bien oxygéné.
– La position des maxima et des minima des courbes des déplacements de l'opercule reste inchangée par rapport aux courbes relatives aux pièces buccales.
– Les déplacements de l'opercule confirment nos observations effectuées en milieu bien oxygéné.
– Les déplacements vers l'avant de la mâchoire supérieure sont significatifs et concordent avec les autres mouvements des pièces buccales.
– Les muscles se répartissent toujours nettement en muscles inhalants et exhalants, mais le premier groupe s'enrichit du sternohyoïdien et de la partie de la musculature latérale qui s'insère sur la ceinture scapulaire. Au groupe des muscles exhalants s'ajoutent le premier adducteur de la mandibule et l'intermandibulaire.

Le sternohyoïdien participe donc à la phase d'agrandissement des cavités buccale et operculaire contrairement à ce qui est observé chez *B. barbus* et *L. leuciscus* lors des mouvements respiratoires en milieu bien oxygéné.

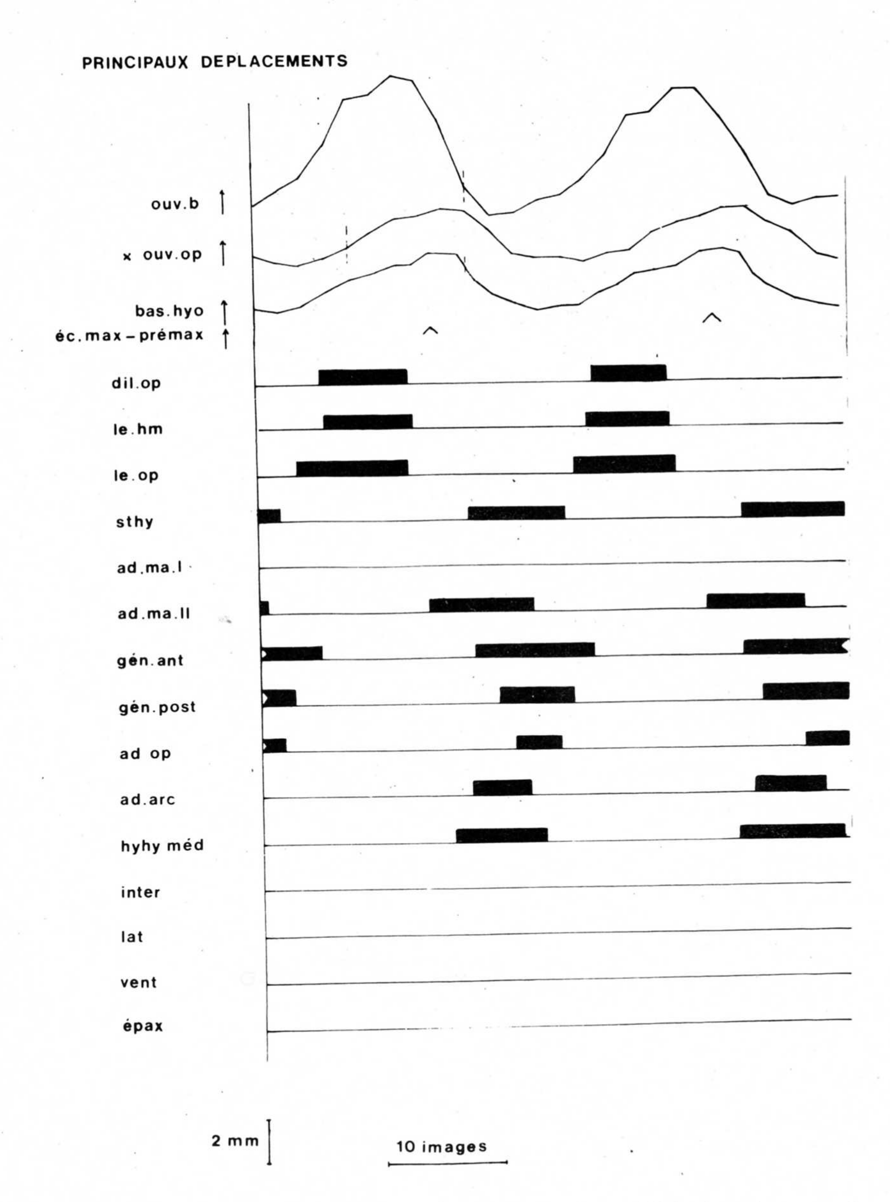


Fig. 10. – *Leuciscus leuciscus*. Diagramme qui illustre les activités de quinze muscles et les déplacements de la bouche, des barres hyoïdiennes et de l'opercule lors de deux scènes filmées, pendant la respiration. La courbe marquée d'une croix résulte de l'ajustement d'une scène par rapport à l'autre. La notion de temps, indiquée par le nombre d'images de film (64 images/s), se rapporte à la scène dont les courbes ne sont pas marquées d'une croix.

– Une partie de la musculature latérale pourrait avoir des effets semblables à ceux du sternohyoïdien. Il est cependant plus probable que son activité consiste à retenir en arrière la ceinture qui devient ainsi un ancrage pour le sternohyoïdien.
– Le premier adducteur de la mandibule participe à la fermeture de la bouche.
– La contraction de l'intermandibulaire resserre probablement les branches de la mandibule, ce qui favorise l'adduction du suspensorium (VANDEWALLE, 1978).
– Le muscle hyohyoïdien médian a une activité particulièrement variable. Sur le graphique, les petits rectangles noirs représentent les activités communes à toutes les observations, les grands rectangles noirs correspondent à une activité exceptionnellement longue, enfin les rectangles blancs rendent compte de l'enregistrement d'une série de mouvements respiratoires où le muscle est actif tant à l'inspiration qu'à l'expiration. Cela n'est paradoxal qu'en apparence : en effet, pendant l'agrandissement des cavités, le muscle hyohyoïdien médian peut déployer les rayons branchiostèges en formant une pompe branchiostège (GOSLINE, 1971) qui agrandit la cavité operculaire, tandis que, pendant l'expiration, il participe à l'adduction de l'opercule.
– Les autres observations sont celles déjà effectuées à propos de la respiration normale.
– A la lumière de ce qui vient d'être écrit, deux remarques s'imposent :
  . lors de la respiration en milieu bien oxygéné, l'absence d'activité d'un muscle pourrait être due au fait qu'elle est très faible et inférieure au bruit de fond ;
  . lorsque nous augmentons expérimentalement la rapidité et l'amplitude de la ventilation, nous constatons que des muscles supplémentaires ajoutent des mécanismes nouveaux de modification du volume des cavités buccale et operculaire. BALLINTIJN (1972) pense que le nombre des muscles impliqués dans la fonction de respiration augmente avec l'amplitude des mouvements.

HYPOTHESES SUR LE CYCLE RESPIRATOIRE

L'ouverture de la bouche est le premier mouvement observé. Il y a formation d'une dépression buccale antérieure (HUGHES et SHELTON, 1957, 1958). Ensuite, les barres hyoïdiennes s'abaissent avant que l'opercule et les rayons branchiostèges ne s'écartent chez *G. gobio* et *B. barbus*, tandis que chez *L. leuciscus*, les mouvements sont simultanés ; ces déplacements augmentent le volume des cavités ; ils accentuent non seulement la dépression dans la cavité buccale, mais créent aussi une dépression dans la cavité operculaire. L'eau est donc aspirée vers l'arrière avec une perte de charge au niveau des arcs branchiaux ; en même temps, la membrane branchiostège, passive en arrière des operculaires, est appliquée contre le corps par la pression extérieure et empêche l'eau de pénétrer dans la cavité operculaire par l'arrière. Ici s'achève la phase d'inspiration.

La bouche commence ensuite à se refermer (il n'y a pas de valvules buccales), alors que les autres mouvements d'écartements du corps des parties de la tête ne sont pas terminés. Il y a donc une surpression en avant de la cavité buccale et une dépression en arrière de celle-ci et dans la cavité operculaire. L'eau coule vers l'arrière. Ensuite il y a une élévation des barres hyoïdiennes suivie de l'abduction de l'opercule et de l'arc palatin chez *G. gobio* et *B. barbus* ; ces mouvements sont simultanés chez *L. leuciscus*. A ce moment, il y a une surpression dans toute la cavité buccale et dans la cavité operculaire. Une petite quantité d'eau peut éventuellement sortir par la bouche qui n'est pas tout à fait fermée mais la plus grande partie est refoulée vers l'arrière et sort par les ouïes en écartant la membrane branchiostège. Ces mouvements constituent l'expiration.

La bouche commence à s'ouvrir à nouveau alors que l'adduction de l'opercule et de l'arc palatin s'achève. Il est donc possible qu'à ce moment un peu d'eau soit déplacée de la cavité operculaire vers la bouche. (HUGHES et SHELTON, 1958).

Chez *B. barbus*, les pièces arrivées aux points extrêmes de leurs déplacements dans l'un et l'autre sens y restent durant un laps de temps avant de revenir, ce qui n'est pas le cas chez *G. gobio*.

Chez *L. leuciscus*, la bouche reste longtemps ouverte au maximum (pour la respiration), avant de se refermer très rapidement au point d'être presque fermée au moment de l'adduction de l'opercule. Cela rend presque impossible une fuite d'eau par l'avant et donc augmente l'efficacité des pompes respiratoires.

DISCUSSION

La respiration des trois espèces étudiées consiste en une entrée d'eau par la bouche et en son rejet par les ouïes, après avoir coulé entre les arcs branchiaux. La direction préférentielle prise par le courant d'eau est imposée par le jeu de l'agrandissement (dépression) suivi du rétrécissement (surpression) des cavités buccale et operculaire associés aux mouvements passifs des valvules operculaires. Les trois espèces remédient à l'absence de valvule buccale par la fermeture quasi complète de la bouche avant que les cavités buccale et operculaire ne se rétrécissent de manière sensible. Chez de nombreux autres Téléostéens, comme *Esox lucius* et les Cichlidae, la bouche reste toujours entr ouverte, mais des valvules buccales ferment l'entrée de la cavité antérieure pendant la phase d'expiration (observations personnelles).

Les mouvements de la bouche précèdent ceux de l'opercule comme chez tous les Téléostéens étudiés. L'abaissement de la mandibule (qui entraîne les déplacements de la mâchoire supérieure) à la suite de la contraction de l'élévateur de l'opercule semble un mécanisme universel (WILLEM, 1945 ; HUGHES et SHELTON, 1956 ; HUGHES, 1960 ; BALLINTIJN et HUGHES, 1965 ; LIEM, 1967, 1970 ; HUGHES et BALLINTIJN, 1968 ; BALLINTIJN, 1969 ; OSSE, 1969).

Les déplacements des barres hyoïdiennes ont lieu après ceux de la bouche et avant ceux de l'opercule chez *G. gobio* et *B. barbus* ; ils se manifestent en même temps que ceux du repli operculaire chez *L. leuciscus* comme chez le Perciforme *Anabas testudineus* dont la forme rappelle celle de *L. leuciscus* (d'après DUTTA, 1968).

Bon nombre de déplacements des différentes parties de la tête, décrits précédemment (VANDEWALLE, 1978), sont en rapport avec la respiration (déplacements des pièces buccales, des barres hyoïdiennes et de l'opercule), mais les moyens et les méthodes mis en œuvre sont limités ; en effet, des muscles comme l'intermandibulaire, les musculatures hypaxiale, latérale et épaxiale, et, dans le cas de *G. gobio*, le sternohyoïdien, n'y sont pas impliqués.

Certaines hypothèses concernant des mécanismes complexes n'ont pu être confirmées : c'est le cas pour les déplacements du suspensorium que nous supposons, au cours de l'inspiration et de l'expiration.

La principale différence observée dans les mouvements respiratoires des trois espèces est l'absence d'écart mesurable entre le maxillaire et le prémaxillaire chez *G. gobio* ; chez *B. barbus* et *L. leuciscus*, la mâchoire supérieure se déploie partiellement.

Les muscles se répartissent nettement en inhalant et exhalant chez les trois espèces. Ceci confirme les observations de OSSE (1969), HUGHES et BALLINTIJN (1968), BALLINTIJN (1969 b) ... sur d'autres Téléostéens. Cependant, il y a au niveau de l'activité des muscles inhalants et exhalants des différences spécifiques.

Le sternohyoïdien ne semble pas actif chez *G. gobio* dans des conditions normales ; il l'est par contre pendant l'inspiration en milieu saturé en CO_2. Chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969), le sternohyoïdien est inactif pendant la respiration, tandis que chez *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJN, 1969 b), chez *Callionymus lyra* (d'après HUGHES et BALLINTIJN, 1968) et chez la «truite» (BALLINTIJN et HUGHES, 1965), il est actif pendant l'inspiration ; chez ces trois dernières espèces, il n'est pas impossible que la respiration étudiée soit une respiration anormale, car les manipulations ont été effectuées sur des individus qui ne pouvaient se déplacer. Il est étonnant de constater que l'activité du sternohyoïdien, occasionnelle chez *B. barbus* et fréquente chez *L. leuciscus*, se situe pendant l'expiration.

Les activités des muscles exhalants apparaissent dans un ordre plus constant chez *L. leuciscus* que chez les deux autres espèces. Chez *L. leuciscus*, la contraction de l'adducteur de l'opercule se manifeste en dernier lieu comme chez *Perca fluviatilis* d'après OSSE, 1969) et chez la «truite» (BALLINTIJN et HUGHES, 1965), tous deux étant des poissons à bouche antérieure ; l'adducteur de l'opercule est actif à un moment moins précis dans l'expiration chez *G. gobio, B. barbus*, ainsi que chez *Cyprinus carpio* (d'après BALLINTIJN, 1969 b) à bouche légèrement ventrale, et chez *Callionymus lyra* (d'après HUGHES et BALLINTIJN, 1968), poisson de la zone des marées, à tête triangulaire et à bouche ventrale.

L. leuciscus montre pendant l'expiration que les activités du géniohyoïdien antérieur diffèrent de celles de son homonyme postérieur, alors que les géniohyoïdiens des deux autres espèces ont des périodes d'activité très semblables. BALLINTIJN et HUGHES, dans leurs travaux, considèrent le géniohyoïdien comme un muscle unique, actif pendant l'expiration. Par contre, le géniohyoïdien postérieur se présente souvent comme un muscle inhalant chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969).

CONCLUSIONS

Malgré la mise en évidence de différences importantes, le mécanisme respiratoire mis en œuvre chez les trois espèces, représentatives d'au moins deux tendances évolutives des Cyprinidae, est remarquablement constant.

Il est cependant intéressant de constater que des particularités du mécanisme respiratoire qui différencient *L. leuciscus* des deux autres espèces se retrouvent chez d'autres poissons à bouche antérieure, éloignés phylogénétiquement et ne disposant pas du même matériel morphologique ; c'est ainsi que les déplacements des barres hyoïdiennes se manifestent comme chez *Anabas testudineus* (d'après DUTTA, 1968), et les activités de l'adducteur de l'opercule se produisent au même moment que chez *Perca fluviatilis* (d'après OSSE, 1969) et chez la «truite» (d'après BALLINTIJN et HUGHES, 1965). De même, les espèces étudiées qui ont une bouche ventrale (elles ont aussi toutes une tête de section sagittale en forme de triangle rectangle et de section transversale en forme de triangle isocèle ou de trapèze) comme *B. barbus, G. gobio, Callionymus lyra,* et dans une moindre mesure *Cyprinus carpio*, possèdent en commun les mêmes particularités concernant l'activité de l'adducteur de l'opercule.

Il reste que les Téléostéens étudiés présentent des activités musculaires et des mouvements respiratoires très proches. Tous ces Téléostéens et probablement toutes les autres espèces disposent d'un matériel commun minimum, nécessaire à la réalisation de la respiration, à savoir un opercule articulé sur un suspensorium mobile par rapport au neurocrâne, une barre hyoïdienne qui peut être déplacée et bien sûr une bouche capable de s'ouvrir, ainsi qu'une musculature semblable déplaçant ces différentes pièces (dilatateur, adducteur et élévateur de l'opercule, élévateur de l'hyomandibulaire, adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire, deuxième adducteur de la mandibule, sternohyoïdien, géniohyoïdiens, etc...). Par contre, le premier adducteur de la mandibule qui est plus en rapport avec le déploiement de la mâchoire supérieure de la bouche de type protractile, n'est pas indispensable à la respiration (il n'existe pas en tant que tel chez les espèces à bouche non protractile).

LISTE DES ABREVIATIONS DES FIGURES

ad. arc : adducteur de l'arc palatin et de l'hyomandibulaire ;
ad. ma I : premier adducteur de la mandibule ;
ad. ma II : complexe formé par les deuxième et troisième adducteurs de la mandibule ;
ad. op : adducteur de l'opercule ;
arc. pal : arc palatin ;
av. mâch. sup. : déplacement vers l'avant de la mâchoire supérieure ;
av. max : déplacement vers l'avant du maxillaire ;
dil. op : dilatateur de l'opercule ;
éc. max. prémax. : écart entre le maxillaire et le prémaxillaire ;
él. o : élévation de l'opercule ;
épax : musculature épaxiale ;
gén. ant. : géniohyoïdien antérieur ;
gén. post. : géniohyoïdien postérieur ;
hyohy. méd. : hyohyoïdien médian ;
hyo : hyomandibulaire ;
inter : intermandibulaire ;
io : interoperculaire ;
lat. : musculature latérale ;
le. hm : élévateur de l'hyomandibulaire ;
le. op : élévateur de l'opercule ;
mâch. inf : mâchoire inférieure ;
mâch. sup : mâchoire supérieure ;
max : maxillaire ;
o : opercule ;
op : operculaire ;
ouv. b : ouverture de la bouche ;
ouv. op : ouverture des ouïes ;
po : préoperculaire ;
ray. br : rayons branchiostèges ;
sec : seconde ;
s.r : séquence respiratoire ;
sthy : sternohyoïdien ;
vent : musculature ventrale.

REMERCIEMENTS

J'adresse tous mes remerciements au Professeur P. DULLEMEIJER de l'Université de Leiden qui m'a fait profiter de ses connaissances et de sa conception de la Zoologie. Il m'a ouvert les portes de son laboratoire et a mis à ma disposition le meilleur matériel d'électromyographie, de radiographie et de cinématographie de son service. Je tiens aussi à remercier tous les collaborateurs du Professeur DULLEMEIJER qui de près ou de loin m'ont aidé dans ce travail.

Ma reconnaissance s'adresse aussi à Monsieur J.C. PHILIPPART et à toute l'équipe de pêche de l'aquarium de l'Université de Liège qui m'ont procuré les animaux que j'ai étudiés.

REFERENCES

BALLINTIJN, C.M., 1969 a. – Functional anatomy and movements co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol., 50*: 547-567.

– 1969 b. – Muscle co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Exp. Biol., 50*: 569-591.

– 1972. – Efficiency, mechanics and motor control of fish respiration. *Respiration Physiology, 14* : 125-141.

BALLINTIJN, CM. and HUGHES, G.M., 1965. – The muscular basis of the respiratory pump in the trout. *J. Exp. Biol., 43* : 349-362.

DUTTA, H.M., 1968. – Functional morphology of the head of *Anabas testudineus* (Bloch). Krips repro N.V., Meppel, 146 p.

GOSLINE, W.A., 1971. – Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, 208 p.

HUGHES, G.M., 1960. – A comparative study of gill ventilation in marine Teleosts. *J. Exp. Biol., 37*: 28-45.

HUGHES, G.M. and BALLINTIJN, C.M., 1968. – Electromyography of the respiratory muscles and gill water flow in the dragonet. *J. Exp. Biol., 49*: 583-602.

HUGHES, G.M. and SHELTON, G., 1957. – Pressure changes during the respiratory movements of Teleostean Fishes. *Nature, 179* : 255.

– 1958. – The mechanism of gillventilation in three freshwater Teleosts. *J. Exp. Biol., 35* : 807-823.

LIEM, K.F., 1967. – Functional morphology of the head of the anabantoid fish, *Helostoma temmincki, J. Morph., 121*: 135-158.

– 1970. – Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces, Teleostei). *Fieldania, Zool., 56*: 1-166.

– 1973. – Evolutionary strategies and morphological innovations : Cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology, 22* : 425-441.

OSSE, J.W.M., 1969. – Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.) : an electromyography study. *Netherl. J. Zool., 19*: 289-392.

OSSE, J.W.M., OLDENHAVEN, M. and VAN SCHIE, B., 1972. – A new method for insertion of wire electrodes in electromyography, *Electromyography, 12* : 59-62.

VANDEWALLE, P., 1975. – Contribution à l'étude anatomique et fonctionnelle de la région céphalique de *Gobio gobio* (L.) (Pisces, Cyprinidae). 3. Les os, les muscles et les ligaments. *Forma & Functio, 8* : 331-360.

– 1977. – Particularités anatomiques de la tête de deux poissons Cyprinidés, *Barbus barbus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). *Acad. Roy. Belge, Bull. Cl. Sc.*, 5e série : 469-479.

– 1978. – Analyse des mouvements potentiels de la région céphalique du Goujon, *Gobio gobio* (L.) (Pisces, Cyprinidae). *Cybium*, 3e série, (3) : 15-33.